O. Jaensch
diss. Breslau
1905.

Aus dem Kgl. bot. Garten der Universität Breslau.

Beitrag
zur Embryologie von Ardisia crispa A. DC.

Inaugural-Dissertation,

welche

nebst den beigefügten Thesen

mit Genehmigung der hohen

philosophischen Fakultät der Königl. Universität Breslau

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

Dienstag, den 21. November 1905, vormittags 11½ Uhr

in der Aula Leopoldina

öffentlich verteidigen wird

Oskar Jaensch.

Opponenten:

Herr Dr. phil. **Philipp Brumhard,**
Herr cand. phil. **Arwed Soika.**

Breslau
Buchdruckerei H. Fleischmann
1905.

Gedruckt mit Genehmigung der hohen philosophischen Fakultät der Universität Breslau.

Referent: Professor Dr. Pax.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit

gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543101_0110

Die bisher über die Myrsinaceen erschienene Literatur verfolgt fast ausschliesslich systematische Zwecke. Dies gilt für die Bearbeitung der Familie durch Alph. De Candolle[1]) im „Prodromus“, für Bentham-Hookers[2]) „Genera plantarum“ und andere. Erst in Eichlers[3]) „Blütendiagrammen,“ sowie in der Darstellung des Verwandtschaftskreises in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ durch Pax[4]) tritt die morphologische Behandlung des Stoffes mehr in den Vordergrund. Endlich hat Carl Mez[5]) neuerdings in sehr dankenswerter Weise die Systematik der Familie durch seine Monographie im Pflanzenreich erläutert.

A. Die Placenta.

Morphologie. In der Fruchtknotenhöhlung, sie fast vollständig ausfüllend, liegt die freie Centralplacenta. Sie stellt zur Zeit der Blüte ein gestieltes, kugelförmiges Gebilde dar, das, da es gewöhnlich auf dem Scheitel leicht abgeflacht ist, am besten mit der Form eines Apfels verglichen werden kann. Sie erscheint also in keine Spitze ausgezogen, wie es bei den Primulaceen[6]) und manchen Myrsinaceen[7])

---

[1]) A. de Candolle in D. C. Prodr. VIII (1884) 75.

[2]) Bentham-Hooker, Genera plant. II (1876) 639.

[3]) Eichler, Blütendiagramme I (1875) 330.

[4]) Pax, Myrsinaceae in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. IV,1 (1889) 84.

[5]) Mez, Myrsinaceae in „Das Pflanzenreich“ Heft 9 (1902).

[6]) Pax, Monographische Uebersicht über die Arten der Gattung Primula, in Englers bot. Jahrb. X. 115.

[7]) Mez l. c., verschiedene Abbildungen.

der Fall ist. An den Seiten der Placenta liegen die zu dieser Zeit noch nicht vollständig überwallten Samenanlagen. Diese sind in der Drei- oder Vierzahl vorhanden, wobei die erste Zahl mehr als doppelt so oft begegnet als die zweite. Ihre Anordnung an der Placenta entspricht einem Kreise. Hiernach ist die von Mez[1]) abgebildete Placenta von Ardisia crispa unrichtig, die auf wenigstens 5 in 2 Kreisen oder einer Spirale mit 2 Umläufen angeordnete Samenanlagen deutet. Da in seinem Schlüssel der Unterfamilien[2]) die Ardisieae gegenüber den Myrsineae gerade durch Mehrreihigkeit der Samenanlagen charakterisiert sind, so passt die hier näher betrachtete Art nicht in das System. Aber auch im Schlüssel der Untergattungen[3]) korrigiert sich bei den Crispardisieae die Zahl der Samenlagen von 5—15 in 3—15.

Wegen der Entstehung der Samenanlagen an einem scheinbar rein axilen Gebilde wurde die freie Centralplacenta Gegenstand eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen. Aber wegen des leichter zu beschaffenden Materials waren es die Primulaceen, an denen die morphologische Bedeutung der Centralplacenta festgestellt wurde. Es ist hier nicht der Ort, auf die verschiedenen Theorien näher einzugehen, zumal sie schon von Pax[4]) übersichtlich zusammengestellt wurden. Nur das sei hervorgehoben, dass, nachdem Bischoff[5]) zwar in sehr unklarer Weise die Zentralplacenta als Verwachsungsprodukt gedeutet hatte, zuerst Van Tieghem[6]) auf Grund anatomischer Untersuchungen zu dem Resultat kam, dass das Mittelsäulchen entstanden ist aus verwachsenen Anhängseln der Fruchtblätter. Čelakovsky[7]) stellt dann

[1]) Mez l. c. 145.

[2]) Mez l. c. 12—13.

[3]) Mez l, c. 59 ff.

[4]) Pax, Monograph. Uebersicht 115.

[5]) Bischoff, Lehrb. der Bot. I. 354.

[6]) Van Tieghem in Ann. sc. nat., V sér. t. XII 329.

[7]) Čelakovsky, Vergl. Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen 46 ff. S. A. aus Abh. böhm. Ges. Wiss. Prag. VI. F. VIII (1876).

die heute fast allgemein angenommene Ansicht auf, dass am Aufbau dieser Placenta sowohl die Achse als auch die Fruchtblätter beteiligt sind. In Berücksichtigung teratologischer Erscheinungen, sowie des Umstandes, dass die vorgezogene Spitze der Placenten keine Samenanlagen bildet, stehen sehr viele Forscher heute auf dem Standpunkt, dass die Fruchtblätter die Achse nur bis in die Nähe des Scheitels bedeckten, dieser selbst und somit, wo eine Spitze vorhanden, auch diese also, axiler Natur seien. Insbesondere bestätigt Warming[1]) nach Untersuchung der Myrsine africana die Ansicht von Čelakovsky.

Dieser Ansicht möchte ich mich bezüglich der Ardisia crispa nicht anschliessen. Ich fasse das ganze periphere Gewebe der Placenta als zu den Fruchtblättern gehörig auf und rechne nur eine an der Basis gelegene mittlere Partie der Achse zu. Denn der Scheitel der Placenta zeigt dieselben Eigenschaften wie andere periphere Punkte derselben, nämlich dieselbe radiale Streckung der Epidermiszellen, dieselbe papillöse Vorwölbung ihrer Aussenwände, dieselbe Bildung von Emergenzen. Aus dieser Gemeinsamkeit der Erscheinungen darf wohl nicht mit Unrecht auf ein Gewebe von einheitlicher Bedeutung geschlossen werden.

Entwickelungsgeschichte. Bezüglich der Entwickelungsgeschichte der Placenta gelangte ich zu folgenden Ergebnissen: Im Anfang stimmt sie so genau überein mit der Beschreibung der Entwickelung von Myrsine africana, die Warming[2]) gibt, dass ich nicht anstehe, sie mit seinen eigenen Worten zu schildern:

„Il s'accroît d'abord comme l'axe et en continuation avec son premier mode d'accroissement, sans qu'il puisse d'être question d'une création nouvelle. Plus tard les files verticales des cellules qui constituent le plérome, et qu'on peut pursuivre assez loin dans la base de la fleur, se recourbent vers la surface en forme de gerbe en se divisant par des

[1]) Warming, De l'ovule, in Ann. d. sc. nat. VI. sér. t. V (1878) 193.

[2]) Warming, l. c. 192.

cloisons longitudinales: de cette façon, le placenta grossit sidérablement;“

Die Weiterentwicklung vollzieht sich nunmehr in folgender Weise. Von der Basis her hört, von ganz vereinzelten Teilungen abgesehen, die Neubildung von Zellen auf, und nur in den peripheren Partien findet noch lebhafte Zellvermehrung statt. In der Hauptsache geschieht die Vergrösserung der Placenta jetzt durch ausserordentliche Streckung ihrer Zellen. An ihrer Basis stellt sich nunmehr ein neues, interkalares Wachstum ein. Die Zellen, welche die in der Insertionsebene der Fruchtblätter liegende Meristemschicht jetzt in die Fruchtknotenhöhle hinein abscheidet, behalten ziemlich lange ihre meristematische Natur und vermehren sich durch lebhafte Teilungen in horizontalem Sinne, aber sie haben nicht mehr die Neigung, sich gegen die Oberfläche „garbenförmig“ hinzuwenden. Während allmählich die Placenta infolge ihres eigenartigen Wachstums ungefähr die Gestalt einer Kugel annimmt, wird diese so durch die eben beschriebenen Teilungen in die Höhe gehoben und mit einem Stiel versehen, der fast bis zur Mitte in die Placenta hineinreicht.

Es sind also die mittleren Partien der Placenta zuerst in Dauergewebe übergegangen, während das Wachstum auf die oberflächlich gelegenen Zellen beschränkt wurde und der Stiel durch interkalare Bildung entstand.

Ungefähr gleichzeitig mit der Anlage des Stiels der Placenta machen sich Veränderungen in den Epidermiszellen bemerkbar. Sie haben ihre Teilungsfähigkeit behalten, und während das von ihnen begrenzte, parenchymatisch gewordene Gewebe durch seine perikline Streckung sie gewissermassen in die Breite zu ziehen sucht, stellen sie immer durch entsprechende, radiale Wände ihre frühere Breite wieder her. Dagegen strecken sie sich nicht unbedeutend in die Länge, wobei ihre Aussenwände papillenartig vorgewölbt werden.

Diese Vorgänge treten zuerst auf dem Scheitel der Placenta auf, und von hier aus schreiten sie in basipetaler Richtung fort, mit der Entfernung mehr und mehr an

Intensität abnehmend. Auf der unteren Hälfte lässt sich die papillöse Vorwölbung nicht mehr wahrnehmen, dagegen verliert sich die Streckung der Zellen erst in der der Basis des Fruchtknotens zugekehrten Region völlig.

Nur kurze Zeit, nachdem diese Erscheinung sich auf dem Scheitel der Placenta bemerkbar macht, beginnt hier bereits die Ausbildung von Emergenzen, die ebenfalls basipetal fortschreitet. Sie entstehen durch perikline Teilungen in der ersten subepidermalen Parenchymschicht. Die Epidermis wird dabei einfach in die Höhe gehoben, und sie überkleidet das Innengewebe, indem sie ihre Zellen in entsprechender Weise durch senkrechte Längswände vermehrt.

Ebenfalls als Emergenzen zu deuten sind die Bildungen, durch welche die Überwallung der Samenanlagen zustande kommt. Die an der Spitze gelegenen Emergenzen sind viel kleiner als diese Wucherungen, durch welche schliesslich die Samenanlagen in die Placenta eingebettet werden. Da an der Spitze keine Samenanlagen sitzen, grenzen jene Emergenzen unmittelbar an einander und bedingen eine unregelmässig faltige Oberfläche der Placenta, von der bei makroskopischer Betrachtung freilich nichts zu sehen ist, weil jene Falten eng aufeinander stossen. Erst die mikroskopische Betrachtung von Längsschnitten zeigt den wirklichen Bau.

An dem Aufbau der Überwallungswülste beteiligt sich das ganze subepidermale Gewebe, welches im Querschnitt zwischen den Samenanlagen liegt, und über und unter diesen die entsprechenden Zellen soweit, dass infolge des gleichmässigen Wachtums der Emergenzen und der Samenanlagen die Placenta mitsamt den Samenanlagen stets die Gestalt eines Sphäroids behält. Der Hauptteil der Überwallung fällt den drei oder vier im Querschnitt zwischen den Samenanlagen liegenden Emergenzen zu. Die Wachstumsrichtung ihrer Zellen passt sich in jedem Stadium unter beständiger Wahrung der beschriebenen Form des Ganzen genau der jeweiligen Form der Samenanlage an. Da nun eine solche Emergenz an der Überwallung zweier Samenanlagen teilnimmt, zeigt ihr peripherischer Teil im Querschnitt drei Wachstums-

richtungen, nämlich in den mittleren Zellen eine radiale, in den seitlichen eine mehr und mehr perikline, auf der einen Seite nach rechts, auf der anderen nach links hin. Ganz entsprechend geht im Längsschnitt, wo nur eine Überwallung nach oben oder nach unten hin in Frage kommt, die ursprünglich radiale Wachstumsrichtung der betreffenden Emergenz allmählich, sich der Samenanlage anpassend, in die periphere über. Die der Samenanlage zugekehrte Epidermis wird nicht papillös ausgebildet, auch ist eine Streckung in antiklinem Sinne nur im Jugendzustande vorhanden. Übrigens finden zuletzt in den Epidermiszellen an der Spitze auch perikline Teilungen statt, durch welche die Höhe der Emergenz vermehrt wird. Dadurch wird diese manchmal noch acht Zellen weit nur zweischichtig fortgesetzt, nachdem das parenchymatische Innengewebe aufgehört hat.

Das Innengewebe ist in allen Fällen ein grosszelliges Parenchym, das sich höchstens durch eine gewisse Streckung seiner Zellen in der Richtung der Wachstumsachse der Emergenzen von dem tiefer liegenden Gewebe der Placenta unterscheidet.

Dieselbe basipetale, freilich später einsetzende Entstehung von Emergenzen beschreibt Pax[1]) für Arten der Gattung Primula, wo sie in verschiedenem Masse entwickelt sind. Aber es kommt hier nirgends zu einer vollständigen Überwallung, und nur bei Cyclamen persicum Mill. erreichen sie solche Höhe, dass die Samenanlagen „gleichsam in Gruben eingesenkt“ erscheinen. Nach Billings[2]) werden auch besonders bei den Primulaceengattungen Lysimachia und Anagallis die Samenanlagen tief in die Placenta eingesenkt.

Durch die Bildung der Emergenzen und die Ausbildung der Samenanlagen wird eine bedeutende Volumenvermehrung der Placenta bewirkt. Zur Zeit der Blüten-

[1]) Pax, Beitrag zur Kenntnis des Ovulums von Primula elatior Jacqu. und officinalis Jacqu. Inaug.-Diss. Breslau. (1882) 8.

[2]) Fred. H. Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwickelung, in Flora Bd. 88 (1901) 277.

öffnung zeigt sich folgendes Bild. In den Epidermiszellen tritt die radiale Streckung nicht mehr so auffällig in die Erscheinung. Das von ihnen bedeckte, parenchymatische Gewebe zeigt in der Mitte grössere, an den Kanten gerundete, nach der Peripherie hin kleinere, deutlich eckige Zellen. Im Gewebe des Stiels haben sich inzwischen die Gefässbündel — meist drei, seltener vier — herrausdifferenziert. Sie dringen etwa bis in die Mitte der Placenta ein; hier verstricken sie sich mit ihren gegenseitigen Elementen zu einem wirren Knäuel, in dem sie sich verlieren. Auch die Phloemteile endigen hier, ohne sich wie bei den Primulaceen[1]) in die Samenanlagen fortzusetzen. Stärke findet sich in keinem Teile der Placenta gespeichert, obwohl sie in den Zellen des Blütenstiels sehr reichlich vorhanden ist. Ein einziges Mal zeigte sich solche in den Epidermiszellen einer offenbar degenerierten Placenta, in diesem Falle sogar sehr reichlich. Zuckerreaktionen gaben kein befriedigendes Resultat, wogegen Gerbsäurereaktionen mit Erfolg ausgeführt wurden. Kern und Plasma der parenchymatischen Zellen bieten nichts Besonderes, wogegen die Epidermiszellen durch reichliches Plasma und relativ grosse Kerne auffallen.

Biologie. Dass die eben besprochenen Emergenzen, und insbesondere diejenigen, welche die Samenanlagen einhüllen, eine biologische Bedeutung besitzen müssen, ist unmittelbar klar; man wird diese wohl von vornherein auf ernährungsphysiologischem Gebiete zu suchen geneigt sein. Weder die Integumente noch die Emergenzen besitzen an ihren Berührungsflächen cutinisierte Aussenwände, so dass ungehindert eine Zufuhr von Nährstoffen aus der Placenta in die Samenanlagen stattfinden kann. Dieser eigenartige Ernährungsmodus mag auffällig erscheinen: er wird aber erklärlich durch die Tatsache, dass in die Samenanlagen von Ardisia kein Gefässbündel eintritt und die Zuführung von Stoffen auf anderem Wege vor sich gehen muss.

[1]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 34.

Die grössten Anforderungen an die ernährungsphysiologische Leistungsfähigkeit der Emergenzen werden nach der Blütezeit während der Entwickelung des Embryos gestellt. Daher nehmen sie sofort nach der Blüte gesteigertes Wachstum an und hüllen rasch die Samenanlagen vollständig ein, damit diesen an allen Punkten Nährstoffe zugeführt werden können. Während die Samenanlage sich bei der Weiterentwickelung bedeutend im Umfang erweitert, folgt das ganze sie einhüllende Gewebe der Placenta dieser Vergrösserung durch beträchtliche, im Sinne der Samenanlage periphere Streckung seiner Zellen, wobei dieselben im entsprechend radialen Sinne starke Zusammenpressung erfahren. Notwendigerweise verschwindet so die papillöse, radial gestreckte Epidermis wieder, und sie bedeckt die Placenta als eine niedrige, aber periklin sehr gestreckte Zellschicht. Mit zunehmendem Alter wird die Zusammenpressung immer wirksamer, und so umgiebt schon im September die Placenta mit ihren Emergenzen den Samen nur noch mit einer dünnen Schicht abgestorbenen, braunen Gewebes.

Leider war mir kein Material zur Hand zur Feststellung, ob die nicht vollständig überwallten Samenanlagen anderer Ardisien auch der Gefässbündel entbehren, oder ob sie die von Pax für die Primulaceen beschriebenen und bereits erwähnten xylemlosen Gefässbündel besitzen.

B. Entwickelung der Samenanlagen.

Erste Anlage. Es wird kein in sich abgeschlossener, fest begrenzter Ovularhöcker angelegt, an dem dann erst Integumente und Nucellus entstehen, wie es Warming in der bereits angeführten Arbeit für viele Fälle nachgewiesen hat. Es tritt zwar auch eine, wenngleich sehr geringe Vorwölbung in die Erscheinung, aber ihr Umfang ist noch nicht endgültig begrenzt, wenn die genannten Organe ihre Anlage bereits erkennen lassen.

Beobachtungen über die Vorgänge bei Bildung des Ovularhöckers wurden vor allem von Warming[1]) und

[1]) Warming, l. c. 178 ff.

Strasburger[1]) gemacht, aber erst Pax[2]) erkannte bei Primula, dass eine Gesetzmässigkeit in der Teilungsfolge herrsche, die er folgendermassen beschreibt: „Eine unter dem Dermatogen gelegene Zelle wird, wie man auf dem Längsschnitt sieht, die Initiale für die nunmehr eintretenden Teilungen. Sie selbst teilt sich zunächst durch eine antikline Wand in zwei Zellen. Diese letzteren teilen sich sodann zuerst periklin, darauf eine oder beide der äusseren Hälften wiederum antiklin. Indem nun ferner durch antikline Teilungen die Zahl der durch perikline Teilungen hervorgegangenen Zellreihen vermehrt wird, erhalten wir die Art der Teilung, welche man sehr passend als „division en éventail“ bezeichnet hat.“

Die Vorgänge bei der hier zu behandelnden Pflanze bis auf die ersten Teilungen und ihre Initialzelle, wenn die hier stattfindenden Teilungen auch in diesem Fall von einer einzigen Zelle ausgehen sollten, zurückzuverfolgen, dürfte bei der geringen Zahl von Samenanlagen mit Schwierigkeiten verbunden sein und eben nur vom Zufall eines glücklichen Schnittes abhängen. Mir jedenfalls ist eine sichere Feststellung der ersten Teilungen trotz einer ganz beträchtlichen Zahl von Schnitten nicht möglich gewesen. Was sich wirklich erkennen liess, war folgendes:

Unter dem Dermatogen fällt ein Komplex mit Plasma besonders reich ausgestatteter Zellen ins Auge, die in sehr lebhafter Teilung begriffen sind. Hierdurch ist der Ort der Entstehung einer Samenanlage gekennzeichnet. Es geschieht dies in einem sehr frühen Stadium zu einer Zeit, wo eben die Placenta die Anlage eines Stiels erkennen lässt. Die Teilungen beschränken sich nicht auf die äusseren Zellschichten, sondern erstrecken sich auch auf das tiefer liegende Gewebe nach der Mitte der Placenta hin in der Weise, dass das beteiligte Gewebe bald die Form eines abgestumpften Kugel-

---

[1]) Strasburger, Coniferen und Gnetaceen, Jena (1872) 420 und Angiospermen und Gymnospermen, Jena (1879) 4.

[2]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums 10.

sektors angenommen hat. Die dabei auftretenden Zellwände sind am Rande desselben im allgemeinen seinem Umfange annähernd parallel, weiter nach innen verliert sich diese Gesetzmässigkeit.

Durch diese Teilungen wird das Dermatogen über der betreffenden Region in sehr bescheidenem Masse emporgehoben, so dass nur auf der oberen Seite das Dermatogen der jungen Samenanlage gegen die Placenta durch merkliche Hebung deutlich abgesetzt ist. Nach unten hin dagegen lässt sich der jeweilige Umfang des für die Samenanlage in Betracht kommenden Gebietes nur durch den Umfang der unter ihrem Dermatogen in Teilung begriffenen Zellmasse erkennen. Gleichzeitig zeigen die Dermatogenzellen eine gewisse Differenzierung, indem eine mittlere Partie von Zellen durch Streckung in die Breite der Hebung nachgibt, während die seitlich davon gelegenen statt dessen antikline Teilungen erfahren. Noch ehe diese letzteren völlig abgeschlossen sind, beginnt bereits die Anlage von Integumenten und Nucellus.

Demnach finden auch bei Ardisia crispa die ersten Teilungen, durch welche die Enstehung einer jungen Samenanlage eingeleitet wird, in Schichten unter dem Dermatogen statt, so wie es z. B. Warming[1]) als ein ziemlich allgemeines Gesetz ausspricht. Die antiklinen Teilungen im Dermatogen dagegen sind, ganz wie sie Pax[2]) bei Primula erklärt, erst sekundärer Natur und vielleicht durch den Druck der darunter liegenden Zellen bedingt.

Die Integumente. An der Hand eines sehr umfangreichen Untersuchungsmaterials stellte Warming[3]) für die Angiospermen zwei bald darauf von Vesque[4]) bestätigte Typen von Samenanlagen fest, die Pax[5]) kurz in folgendem Schema übersichtlich zusammenfasst:

---

[1]) Warming, l. c. 178.

[2]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 11.

[3]) Warming l. c. 207 ff.

[4]) Vesque, Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire. Ann. d. sc. nat. VI. sér vol. VIII. 273.

[5]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 16.

Monochlamydäischer Typus. 1.) Ein Integument. 2.) Vorhandensein der „Grenzschicht.“ 3.) Nucellus reduziert. 4.) Die „Cellule priviligiée“ (Vesque) wird zur Mutterzelle des Embryosacks.

Dichlamydäischer Typus. 1.) Zwei Integumente. 2.) Fehlen der Grenzschicht. 3.) Nucellus kräftiger entwickelt. 4.) Dieselbe [cellule priviligiée] teilt sich in zwei Zellen. Die obere wird die Initiale der „Calotte“, die untere die Mutterzelle des Embryosacks.

Während dem 2. Typus die Monokotyledonen und die archichlamydäischen Dikotyledonen folgen, zeigen die sympetalen Dikotyledonen den monochlamydäischen Typus, wobei aber die Primulaceen, Myrsinaceen, Plumbaginaceen und Cucurbitaceen eine Sonderstellung einnehmen[1]). Wie sich die Gattung Primula zu diesem Schema stellt, zeigt Pax[2]). Sie steht gleichsam in der Mitte zwischen beiden Typen. Sie unterscheidet sich vom Typus der Sympetalen durch den Besitz zweier Integumente, stimmt aber sonst mit ihm völlig überein.

Wie sich die Myrsinaceen im allgemeinen zu diesem Schema stellen, ist noch nicht genauer untersucht. Ardisia crispa jedenfalls weicht noch mehr vom Grundtypus der Sympetalen ab als Primula, indem bei ihr auch noch die Grenzschicht nur reduziert, oder garnicht zur Ausbildung kommt.

Wie bereits erwähnt, werden bei Ardisia die Integumente sehr frühzeitig angelegt. Warming[3]) unterscheidet drei Fälle, ob die Integumente nach oder gleichzeitig mit der Anlage des Nucellus, oder im seltensten Falle vor derselben in die Erscheinung treten, wobei er den Beginn der Nucellusbildung in der radialen Streckung der ersten Zellschicht unter dem Dermatogen erblickt.[4]) Bei dieser Be-

---

[1]) Warming, l. c. 244.
[2]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 16.
[3]) Warming, l. c. 238.
[4]) Warming, l. c. 201.

trachtungsweise entstehen bei Ardisia crispa Integumente und Nucellus gleichzeitig, so wie es Warming[1]) unter anderen auch für die nahestehende Gattung Primula beobachtet.

Die Entstehungstolge der Integumente unter sich vollzieht sich nach der allgemeinen Regel, indem das innere Integument früher als das äussere angelegt wird. Der zeitliche Unterschied ist freilich so gering, dass man zuerst geneigt sein könnte, an eine gleichzeitige Entstehung derselben zu glauben, und nur durch Untersuchung einer stattlichen Anzahl sehr junger Placenten gelang es mir, auch hier die basipetale Entstehungsfolge festzustellen. Die Verhältnisse liegen bei Ardisia in diesem Falle ähnlich wie bei den Primulaceen, die sogar Strasburger[2]), indem er ihnen akropetale oder wenigstens gleichzeitige Entstehung der Integumente zuschrieb, als Ausnahme von der Regel ansah, bis Pax[3]) auch für sie die gesetzmässige Entstehungsfolge endgültig nachwies.

Hinsichtlich des Ursprungs der Integumente unterscheidet Warming[4]) drei verschiedene Fälle. Sie können hervorgehen nur aus Epidermiszellen, oder an ihrem Aufbau beteiligen sich auch tiefere Zellschichten, oder im dritten Fall werden sie ausschliesslich oder fast ausschliesslich durch Teilungen im subepidermalen Gewebe gebildet. Dass bei Samenanlagen mit zwei Integumenten das innere nur aus dem Dermatogen heraus, das äussere auch unter Beteiligung tieferer Zellschichten zu entstehen pflegt, ist durch mannigfache Untersuchungen bewiesen, so auch durch die angeführten Arbeiten von Warming und Strasburger. Nur sehr selten dagegen haben im Dermatogen beide Integumente ihren Ursprung, wie ich dies bei Ardisia, die auch in diesem Punkte ihre Verwandschaft mit Primula[5]) nicht verleugnet, feststellen konnte.

---

[1]) Warming, l. c. 238.
[2]) Strasburger, Koniferen u. Gnetaceen 422.
[3]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 16.
[4]) Warming, l. c. 230,
[5]) Warming, l. c. 243.

Die Vorgänge bei Anlage der Integumente machen sich zuerst auf der dem Scheitel der Placenta zugekehrten Seite der Samenanlage bemerkbar; wenig später zeigen sie sich auch auf der entgegengesetzten Seite. Demnach entstehen beide Integumente unilateral; ihre Anlage schreitet von der einen Seite nach der andern hin fort, bis der Wulst sich zu einem Ringe schliesst.

Mit Rücksicht auf ungleich starke Ausbildung nach verschiedenen Seiten hin unterscheidet Pax[1]) an den Integumenten von Primula eine dorsale und eine ventrale Seite, indem er unter der ersten Bezeichnung die dem Scheitel der Placenta zugekehrte, unter „ventral“ die nach der Basis des Fruchtknotens hin liegende Seite jedes Integumentes versteht. Da bei Ardisia analoge Verhältnisse vorliegen, gebietet es sich von selbst, diese Bezeichnung auch hier anzuwenden.

Das innere Integument geht auf der dorsalen Seite aus drei, auf der ventralen aus zwei Initialzellen hervor. Diese teilen sich in der Regel periklin, doch ist auch eine schiefe Orientierung der Wände nicht selten. Das äussere Integument lässt auf der dorsalen Seite zwei Ursprungszellen erkennen, während auf der ventralen eine grössere, möglicherweise überhaupt unbestimmte Anzahl von Zellen an der Integumentbildung teilnimmt. Durch eine neutrale Zelle können die Integumentanlagen von einander getrennt sein, wie es z. B. bei den Primulaceen[2]) regelmässig der Fall ist. So werden die dorsalen und ventralen Seiten von vornherein verschieden stark angelegt; sie gehen aber in einander über, wie auf Querschnitten zu bemerken ist.

Das Wachstum von Integumenten vollzieht sich im allgemeinen nach dem von Kny[3]) aufgestellten Gesetze der „Scheitelkante“. Für die ventrale Seite des äusseren Integuments konnte ich dieses Gesetz nicht mit Sicherheit feststellen; da aber die dorsale Seite sich ihm unterordnet, dürfte

---

[1]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 16.

[2]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 18.

[3]) Kny. Ueber echte und falsche Dichotomie. Bot. Zeit. [1872] 701.

auch für sie das Gleiche anzunehmen sein. Im Uebrigen hat auch Pax[1]) bei den Integumenten der Primulaceen ähnliche Wachstumsverhältnisse beobachtet.

Integumente und Nucellus wachsen eine Zeit lang gleichmässig in die Höhe. Dann umhüllt das innere Integument zuerst den Nucellus; erst nach der Blüte wird auch dieses seinerseits ganz und gar vom äusseren Integument umschlossen. Die Mikropyle liegt nicht in der Achse über dem Scheitel des Nucellus, sondern ist durch rascheres Wachstum der dorsalen Seite des inneren Integuments nach der ventralen Seite hin verschoben.

An der Spitze des äusseren Integuments liegt auf der dorsalen Seite, auf der es einige Zeit zweischichtig bleibt, fast regelmässig im Längsschnitt eine Zelle derartig, dass sie den Anschein einer das Wachstum bewirkenden Scheitelzelle erweckt, wie wir sie sonst bei den meisten Farnen und Moosen vorfinden. Auf diese Erscheinung bei zweischichtigen Integumenten haben schon Warming[2]) und bei Primula Pax hingewiesen. Letzterer[3]) gibt für das Zustandekommen dieses Bildes, in welchem die Annahme einer echten Scheitelzelle ja schon durch die erste Entstehung der Integumente widerlegt wird, die ebenso einfache wie einleuchtende Erklärung, „dass, sei es bloss durch den Schnitt, sei es aber durch wirkliches überwiegendes Wachstum einer der beiden in Rede stehenden Zellen, dadurch am Scheitel eine einzige grössere Zelle zu liegen kommt, welche dann sehr wohl den Anblick einer Scheitelzelle gewähren kann.“

Nicht auf die Dauer bleibt diese Seite des Integuments aus zwei Zellreihen bestehen. Zuerst teilen sich im basalen Drittel die Zellen der inneren Schicht durch in die Längsachse fallende Wände. So wird das Integument hier zunächst dreischichtig, und durch fortgesetzte analoge Teilungen

[1]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 20 ff.
[2]) Warming, l. c. 230.
[3]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums. 20.

in der jeweilig innersten Schicht erreicht es an dieser Stelle schliesslich eine Stärke von fünf bis acht Zellreihen. Wenig später, nachdem diese Vorgänge sich hier bemerkbar machen, beginnt auch die Spitze des Integuments sich auf dieselbe Weise und in demselben Masse zu verdicken, wobei die eintretenden Teilungen sich etwa über das obere Drittel des Integuments erstrecken. Schliesslich bleibt auch die Mitte nicht ganz unberührt. Aber die erst spät und nur spärlich einsetzenden Teilungen vermögen hier das Integument nur auf eine Stärke von drei oder vier Zellreihen zu bringen. Demnach lässt die dorsale Seite des äusseren Integuments einen stark verdickten basalen Teil, eine schwächere Mitte und wiederum eine beträchtlich verdickte Spitze unterscheiden.

Eine eigenartige Verdickung erfährt dieses Integument auf seiner ventralen Seite, wo es von vornherein schon in grösserer Stärke angelegt war. Hier wird nämlich durch ganz analoge Teilungen, die aber in allen Zellen ausser denen der nach aussen gelegenen Epidermis auftreten können, der basale Teil derartig verdickt, dass sein Durchmesser dem der halben Samenanlage gleichkommt. Die Verdickung unter der Spitze dagegen stimmt mit der auf der dorsalen Seite wieder völlig überein.

Die beim Wachstum des Integuments enstehenden schiefen Wände orientieren sich allmählich senkrecht zu seiner Längsachse. Die das Integument nach aussen sowie gegen das innere Integument hin abgrenzenden beiden Zellschichten erscheinen von Anfang an gegen den Nucellus hin gestreckt. Während die innere der beiden Schichten durch die in ihr stattfindenden Teilungen, welche die Verdickung des Integuments zur Folge haben, für einige Zeit eine besondere Streckung vermissen lässt, dehnen sich die Zellen der äusseren Schicht immer mehr im angegeben Sinne. Diese sehr auffällige Streckung lässt sich in gesetzmässige Beziehung zu den die Samenanlage überwallenden Emergenzen setzen: Streckung und Ueberwallung gehen gleichmässig neben einander her. Gegen die Spitze hin nimmt der Grad der Streckung mehr

und mehr ab. Da aber auch die Dicke der überlagernden Emergenz ebenso abnimmt, wird man mit Rücksicht auf den Grad der Streckung sagen können, dass dieser an jedem Punkte der Stärke der Emergenz über demselben proportional ist. Im Ganzen ist demnach über die Streckung dieser Zellschicht kurz das zu bemerken, dass sie an der Basis des Integuments einsetzt, in akropetalem Sinne fortschreitet und nach der Spitze hin an Grösse abnimmt.

Die hier in Rede stehenden Zellen enthalten in jüngerem Stadium reichlich Protoplasma und grosse elliptisch-rundliche Zellkerne. Mit der Streckung und zunehmendem Alter verliert sich das Plasma, die Kerne werden desorganisiert und verschwinden zuletzt ebenfalls. Da auch noch die Zellwände etwas stärker werden und bei Alkoholmaterial bräunliche Färbung zeigen, so erinnert die Ausbildung dieser Zellschicht sofort an die Verhältnisse von Primula[1]), wo sich ausserdem noch die Zellwände zuletzt mannigfaltig gebogen zeigen.

Teilungen in dieser Schicht sind nicht ganz ausgeschlossen. Wiederholt habe ich solche im oberen Drittel des Integuments beobachten können, und die dann auftretenden Zellwände waren regellos bald schiefe, bald perikline.

Die innere Schicht dieses Integuments, die durch die in ihr auftretenden Teilungen die ursprünglich stattliche Grösse ihrer Zellen verlor, streckt sich wieder, wenn das äussere Integument das innere vollständig zu überdecken sich anschickt. Doch strecken sich die Zellen nicht ganz in dem Masse wie die der äusseren Schicht. Auch haben sie immer noch die Tendenz, sich durch axile Wände weiter zu teilen. Diese sind dann so orientiert, dass die beiden Tochterzellen sich in Form und Grösse völlig gleichen.

Das Gewebe, das zwischen den beiden beschriebenen Schichten liegt, umfasst viel kleinere, von geraden Wänden begrenzte Zellen. Sie verlieren ihr Plasma früh, behalten aber die runden Kerne ziemlich lange.

---

[1]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 21.

Wie erwähnt, geht das innere Integument auf der dorsalen Seite aus drei, auf der ventralen aus zwei Dermatogenzellen hervor. Im Gegensatz zum äusseren Integument liegt hier die stärkere Anlage also auf der dorsalen Seite. Die Teilungen dieser Dermatogenzellen geschehen vorwiegend durch perikline Wände. Die meisten der beim Wachstum des Integuments auftretenden schiefen Wände orientieren sich frühzeitig senkrecht zur Wachstumsachse; nur in der mittleren Zellenreihe der dorsalen Seite entstehen sie von Anfang an sämtlich in diesem Sinne. Selten wächst auf der ventralen Seite das Integument der Anlage entsprechend zweischichtig eine Strecke weit in die Höhe, vielmehr pflegen sich die Zellen der inneren Schicht sehr frühzeitig durch eine in die Richtung der Längsachse fallende Wand so zu teilen, dass diese Seite wie die dorsale dreischichtig erscheint. Für kurze Zeit wird nunmehr das Integument auf allen Seiten von gleichmässigem Wachstum beherrscht. Sobald aber durch das Auftreten von axil gerichteten oder schiefen Wänden, die in allen Schichten des jungen Integuments entstehen, dessen Verdickung eingeleitet wird, zeigen dorsale und ventrale Seite ein verschiedenes Verhalten. Die ventrale Seite bleibt im Wachstum zurück, und die hier auftretenden Teilungen nehmen nach der Spitze hin an Intensität ab. Es erhält so das Integument auf dieser Seite eine starke Basis und eine sich verjüngende Spitze, die noch nicht über den Scheitel des Nucellus hinauswächst. Dagegen verdickt sich die dorsale Seite in allen Teilen zunächst gleichmässig und wächst auch mit dem äusseren Integument gleichmässig schnell fort. Hier erhebt es sich sofort über den Nucellus nnd wird über dessen Scheitel durch den Druck des äusseren Integuments nach der ventralen Seite hin abgelenkt. Dadurch kommt eine Mikropyle zustande, die auf der dorsalen Seite vom inneren, auf der ventralen aber vom äusseren Integument begrenzt wird, und die den Nucellus nicht in der Scheitelachse, sondern etwas von der ventralen Seite her trifft. Bald darauf aber dokumentiert auch die zurückgebliebene ventrale Seite gesteigertes Wachstum; sie wächst sehr rasch

zur Höhe der dorsalen Seite heran und verschliesst die Mikropyle vollständig. Durch den geringen Raum, den die ventrale Seite des äusseren Integuments und die dorsale Seite des inneren frei gelassen hatten, wird verursacht, dass der nachwachsende Teil dieser Seite nur sehr dünn ausfallen kann. In der Tat ist dieser anfangs nur eine oder zwei Zellenreihen stark. Durch nachträglich eintretende Verdickungsteilungen wird er zuletzt aber fast ebenso stark ausgebildet wie die dorsale Seite. Die weitgehendste Verdickung erfährt schliesslich der basale Teil dieses Integuments in seinem vollen Umfang, indem er etwa doppelt so stark ausgebildet wird wie der obere Teil. Dass letzterer nicht die gleiche Stärke erreicht, beruht einmal auf geringerer Anzahl von Teilungen und andererseits in geringerer Grösse der hier entstehenden Zellen. Die Ursache der letzten Erscheinung sieht Pax[1]) bei Primula in dem Druck, den die hier gebildeten Zellen von dem an dieser Stelle beträchtlich verdickten äusseren Integument her auszuhalten haben.

Nicht unerwähnt mag bleiben, dass in manchen Fällen die ventrale Seite dieses Integuments auch nicht im Wachstum zurückbleibt. Es erhebt sich dann das Integument auf allen Seiten gleichmässig rasch und lässt über dem Nucellus überhaupt keine Mikropyle frei.

Die äussere Schicht des inneren Integuments, welche die direkte Fortsetzung der inneren Epidermis des äusseren Integuments ist, erfährt deutliche Streckung gegen den Nucellus hin, und ihre Zellen werden oft breiter als die Nachbarzellen im äusseren Integument selbst ausgebildet. Eine ähnliche Streckung werden wir für die innerste Schicht auch erwarten, die im allgemeinen bei den Primulales ja als sogenannte „Grenzschicht“ zur Ausbildung kommt. Die Tendenz einer derartigen Anlage ist bei Ardisia crispa auch wirklich nicht verkennbar, aber die Streckung ist doch nicht beträchtlich und in den meisten Fällen überhaupt nur an

---

[1]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 27.

der dorsalen Seite wahrnehmbar. Eine regelmässige „Grenzschicht“ dürfte nicht häufig hier zur Entwicklung kommen.

Das von den beiden beschriebenen Schichten umschlossene Innengewebe setzt sich aus regellos polyedrischen Zellen zusammen, die, wie erwähnt, im basalen Teil grösser als gegen die Spitze hin sind, aber in keiner Weise etwas Besonderes bieten.

Nach den vorhergehenden Angaben findet sich demnach eine gegen den Nucellus hin gerichtete Streckung überall ausgeführt oder angedeutet, wo die Integumente sich gegenseitig oder andere Organe begrenzen, und hängt offenbar mit der Aufgabe der Zufuhr von Nährstoffen zusammen. Bei Ardisia crispa aber werden der Nucellus und die innersten Schichten des inneren Integumentes äusserst früh, noch vor der Blütezeit, schon wieder resorbiert. Wenn wir dies berücksichtigen, so erklärt sich, warum die bei den verwandten Primulaceen[1]) in manchen Fällen so auffällig in die Erscheinung tretende „Grenzschicht“ hier von vornherein in der Ausbildung zurückbleibt.

Aus der Aufgabe der Leitung ergibt sich, dass sich die beiden Integumente möglichst fest gegen einander legen müssen. Dies ist in der Tat der Fall. Jedoch lässt sich die Trennungslinie zwischen äusserem und innerem Integument als äusserst schmaler Spalt auf der dorsalen Seite leichter verfolgen als auf der ventralen, weil auf dieser schon sehr frühzeitig die Grenze zwischen beiden in hohem Masse verwischt wird.

Stärke findet sich in den Zellen des inneren Integuments ebenso wenig gespeichert wie in denen des äusseren Integuments.

Nucellus und Embryosack.

Der Nucellus entsteht gleichzeitig mit den Integumenten, und zwar ursprünglich in der Mitte der Ovularanlage. Indem aber deren ventrale Seite sich durch lebhafte, zur

[1]) Warming, l. c. 235 und Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 25.

Placenta radiale Teilungen stark verdickt, wird der Nucellus mehr und mehr in den oberen Teil der Samenanlage geschoben, so dass schliesslich nach Resorption des Nucellus der Embryosack vollständig in ihrer oberen Hälfte liegt.

Die Vorgänge bei der Bildung des Nucellus sind nun folgende: In der ersten Schicht unter dem Dermatogen der jungen Samenanlagen zeigen die mittleren Zellen, im ganzen wahrscheinlich fünf bis sieben, eine Streckung gegen das Dermatogen hin, wodurch dieses etwas in die Höhe gehoben wird. Dabei liegt die Samenanlage in den meisten Fällen anfänglich dem Fruchtknoten unmittelbar an, und dieser erscheint durch das Wachstum der jungen Samenanlage in seinen innersten Schichten zusammengepresst. Später erweitert sich die Fruchtknotenhöhlung so rasch, dass eine Berührung zwischen beiden Organen weiterhin ausgeschlossen ist. In der Mitte des Komplexes gestreckter Zellen streckt sich eine Zelle schneller als die benachbarten und rückt rasch in die Spitze des unter dem emporgehobenen Dermatogen liegenden Gewebekegels hinein. Indem sie sich nicht nur in die Länge streckt, sondern sich auch gleichzeitig in basipetalem Sinn in die Breite ausdehnt, wirkt sie wie ein Keil auf ihre Nachbarinnen und presst sie zusammen. Aus dieser Zelle, die reichlich Plasma und einen grossen kugligen Kern enthält, geht der Embryosack hervor.

Sobald sich diese Zelle vor den anderen herausdifferenziert, dokumentiert sie eine neue Wachstumsrichtung, welche zu der bisherigen, bezüglich der Placenta radialen, um 40—50 Grad nach unten geneigt ist. Ausnahmen hiervon sind höchst selten.

Während sich nun die beschriebene Zelle, die Embryosackmutterzelle, in der angeführten Weise beträchtlich erweitert, treten im emporgehobenen Dermatogen einige spärliche Teilungen im antiklinen Sinne ein, so dass im Längsschnitt etwa acht zur Epidermis des Nucellus sich entwickelnde Zellen zu bemerken sind. Der weiteren Vergrösserung der Embryosackmutterzelle folgen diese Zellen nunmehr ebenfalls durch Streckung. Bei diesem Vorgange verschieben sich ihre

ursprünglich gegen die Basis des Nucellus konvergierenden antiklinen Wände derartig, dass sie zum Teil unter sehr spitzem Winkel gegen das Innengewebe geneigt sind. Diese langestreckten, prismatischen Zellen verlieren, am Scheitel zuerst, sehr bald Kern und Plasma und werden nach der Umhüllung durch das innere Integument frühzeitig resorbiert.

Nach diesen Angaben stimmt die Entwicklung des Nucellus von Ardisia crispa völlig mit den Verhältnissen bei Primula überein, wie sie von Pax[1]) genau beobachtet und ausführlich beschrieben sind.

Die Entstehung des Embryosacks aus der Embryosackmutterzelle zeigt anfänglich keine Auffälligkeit. Sie folgt der Regel, die zuerst Strasburger[2]) für die überwiegende Mehrzahl der Angiospermen aufstellte. Danach gehen aus der Embryosackmutterzelle vier in der Wachstumsachse übereinander liegende Tochterzellen hervor, von denen die unterste die übrigen verdrängt und zum Embryosack wird. Die erste Zweiteilung der Embryosackmutterzelle findet bisweilen schon statt, ehe noch der Scheitel des Nucellus von den Integumenten überwallt ist. Die äussere der beiden so entstehenden Zellen ist dabei die grössere. Bald teilt sich jede von ihnen — die äussere zuerst, dann die untere — wieder in zwei Tochterzellen. Die Verdrängung der drei oberen Zellen geht sehr rasch von statten, und bald ist die vierte Zelle zu einem durch die inzwischen stark verdickten Integumente seitlich sehr zusammengedrückten, aber plasmareichen Embryosack geworden. Dieser erscheint im Längsschnitt leicht gebogen und etwa acht mal so lang wie breit. Er besitzt die Form einer etwas gebogenen, nach beiden Seiten sich verjüngenden Spindel und zeigt so dieselbe, nur weniger scharf ausgeprägte Gestalt wie der Embryosack der Primulaceen[3]).

---

[1]) Par, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 28 ff.

[2]) E. Strasburger, Angiospermen und Gymnospermen, verschiedentlich.

[3]) Pax, Beitr. z. Kenntn. d. Ovulums, 31.

Eibau und Beschaffenheit der jungen Embryoanlage von Ardisia crenulata, sagt Hofmeister[1]), stimmen völlig mit denen der untersuchten zwei Primeln überein. Dementsprechend müssten ganz regelmässig Eizelle, Synergiden und Antipoden im Embryosack vorhanden sein. Die letzteren konnten aber in keinem Falle von mir festgestellt werden. Zellen, die sich nach bedeutender auf Kosten des Nucellus und der inneren Schichten des inneren Integuments erfolgter Vergrösserung des Embryorosacks öfters an der in Betracht kommenden Stelle vorfanden, unterscheiden sich in nichts von solchen, die auch an anderen Stellen in den Embryosack hineinragten, und gegen ihre Antipodennatur sprach ferner ihre ganz unregelmässige Zahl, die mitunter auf einen ganzen Komplex von Zellen bezogen werden musste. Aber auch der Eiapparat wird nur in seltenen Fällen, doch fast regelmässig in degeneriert ausschauenden Samenanlagen, teilweise oder ganz entwickelt. Ist das letztere der Fall, so finden wir zwei Synergiden seitlich der Mikropyle und eine etwas tiefer inserierte Eizelle. Das Verschwinden, beziehungsweise die Reduktion des Eiapparats wird uns verständlich erscheinen, wenn wir später die Entstehung des Embryo aus Zellen des inneren Integuments oder der Chalaza kennen lernen werden. An dieser Stelle genügt die Angabe, dass sich für die Teilungen des Kerns der sich zum Embryosack entwickelnden Tochterzelle keine bestimmte Gesetzmässigkeit beobachten liess. Niemals gingen aus ihm die üblichen acht Kerne hervor. Zwei oder vier Kerne liessen sich dagegen öfters in dieser Zelle konstatieren. Die Lagerung dieser vier Kerne in einem günstigen Schnitt machte den Eindruck, dass sie nicht durch eine doppelte Zweiteilung entstanden seien, sondern als ob nach der ersten Teilung der eine Teil des ursprünglichen Kernes als vegetativer Kern des Embryosacks erhalten bliebe,

[1]) W. Hofmeister, Embryobildung der Phanerogamen in Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. I (1858) 119. Seine Ardisia crenulata ist synonym mit A. crispa A. DC. Die von ihm untersuchten Primulaarten sind Pr. minima und Pr. elatior.

während der andere Teil in das Mikropylenende wandere und dort nacheinander zwei weitere Teilkerne abscheide. Trotz mannigfacher Untersuchungen nach dieser Richtung hin konnte ich jedoch kein positives Resultat erzielen, weil gewöhnlich der Eiapparat ja überhaupt nicht ausgebildet wird. Jedenfalls können sich die im oberen Ende des Embryosacks beobachteten drei Kerne mit Plasma umgeben und einen regelrechten Eiapparat liefern. Während in dieser Zeit der Embryosack, den Nucellus und die innersten Schichten des inneren Integumentes resorbierend, sich mächtig in die Breite dehnt, zieht sich auch das Plasma des Embryosacks an die Wandung zurück; nur der vegetative Kern lässt sich, aufgehängt in einem Netzwerk von Plasmafäden, noch längere Zeit in der Mitte beobachten.

Chalaza. Die junge Samenanlage trat, wenn Nucellus und Integumente sich in ihrer ersten Entstehung zeigten, kaum merklich über die Placenta hervor, doch finden wir zur Blütezeit, dass das basale Ende des Embryosacks von der Insertionsebene der Samenanlage durch eine ganz ansehnlich starke Lage von Zellen getrennt wird. Es muss also, während Integumente und Nucellus sich bildeten, unter ihnen eine Wachstumszone in Tätigkeit gewesen sein, wodurch diese Organe in die Höhe gehoben wurden. In der Tat hat hier ein derartiger Vorgang stattgefunden. Lebhafte Teilungen im Gewebe der Placenta bestimmten den Ort der Entstehung einer Samenanlage. Während die so gebildeten Zellen in den tieferen Schichten bald in Dauergewebe übergehen, behält nur eine peripherische Zone unter den Integument- und Nucellusanlagen ihre meristematische Natur bei. Die nunmehr hier auftretenden Zellwände sind periklin. Durch fortgesetzte derartige Teilungen wird, während Integumente und Nucellus sich auf ihre eigene Weise entwickeln, ihre Basis durch interkalares Wachstum in die Höhe gehoben. Darauf bezieht sich wohl auch die Angabe von Mez[1]), wenn

[1]) Mez, l. c. 9.

er im allgemeinen von den Myrsinaceen sagt: „Ihre beiden Integumente pflegen so fest mit einander verwachsen zu sein, dass sie den Anschein eines einzigen Integuments erzeugen,“ weil der basale Teil der Samenanlage durch nachträgliches Wachstum derartig stark ausgebildet wird, dass er ungefähr die Hälfte der ganzen Samenanlage einnimmt. Letztere erhält durch diese Bildung ein breites Fussstück und damit auch eine starke Chalaza. Die nach dem Rande des so entstandenen basalen Teiles der Samenanlage hin liegenden Zellen strecken sich gegen die Oberfläche und teilen sich in einem zu dieser Streckung senkrechten Sinne. Dadurch wird bewirkt, dass sich die Samenanlage allseitig oberhalb ihrer Insertionsebene glockig erweitert. Ihr grösster Durchmesser wird durch die Insertionsebene des äusseren Integuments bezeichnet. Die mittlere Partie dieser durch interkalares Wachstum entstandenen Basis der Samenanlage zeigt ihre Zellen in regelmässige Reihen angeordnet, welche im unteren Teil radial zur Placenta verlaufen, mit der Annäherung an den Nucellus aber in sanftem Bogen zu dessen Wachstumsachse umbiegen.

Die Samenanlage ist demnach, weil kein besonderer Funikulus vorhanden, sitzend und verrät, da Nucellus und Embryosack eine leichte Krümmung aufweisen, eine gewisse Neigung zur Kampylotropie.

Am Grunde der Samenanlage geht das Gewebe vom Rande her in Dauergewebe über, ohne dass sich dabei ein Gefässbündel herausdifferenziert.

C. Entstehung des Embryo.

Eine eingehende Untersuchung weiterer Vorgänge innerhalb des Embryosacks lag zunächst nicht mehr im Rahmen dieser Arbeit. Die eigenartige Entstehung des Embryo jedoch veranlasste mich, auch diese noch in kurzen Zügen zu schildern.

Ausser dem häufigen Fehlen des Eiapparats fiel auf, dass niemals im Griffel oder an der Mikropyle sich Reste

eines eingedrungenen Pollenschlauches nachweisen liessen. Aeltere, bereits abgeblühte Stadien aber lehrten, dass der Embryo aus Zellen des inneren Integuments oder der Chalaza hervorgeht. Um die in Rede stehende Zeit hat der Embryosack einen beträchtlichen, vorwiegend seitlichen Teil des inneren Integuments resorbiert und dadurch die Gestalt eines Ellipsoids angenommen, in dem das Plasma einen äusserst dünnen Wandbelag bildet und in welchem der vegetative Kern bereits in das wandständige Plasma gewandert ist. Die dem Embryosack noch nicht zum Opfer gefallenen Zellen des inneren Integuments, die bisher eckig waren, runden sich ab, und einzelne von ihnen zeigen die Tendenz, sich gegen den Embryosack hin zu strecken. Die letzte Erscheinung lässt sich auch an Zellen der Chalaza beobachten. Diese sich derartig streckenden Zellen sind als Keimzellen anzusehen, die an Stelle der Eizelle die Funktion der Fortpflanzung übernommen haben. Sie können sich, von der Epidermis abgesehen, in jeder Schicht des inneren Integuments und in der Chalaza finden. Bald vereinzelt, bald in reihen- oder gruppenförmiger Anordnung liegend, zeichnen sie sich durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen vor anderen Zellen aus. Wenn sie den Embryosack erreichen, so durchbrechen sie seine Wandung nicht. Sie heben sie vielmehr in die Höhe und erscheinen deswegen, soweit sie in den Embryosack hinein sich erstrecken, von einer derberen Membran überzogen. Wiederholt zeigte sich das innere Integument schon teilweise bis auf zwei Zellenlagen resorbiert, wenn diese Keimzellen deutlich in die Erscheinung traten. Sie erinnern in ihrem Aussehen sofort an einige Abbildungen Strasburgers[1]) bei Darlegung der embryologischen Verhältnisse der Apfelsine, mehr aber noch an die von Schacht[2]) für Citrus nobilis beschriebenen und abgebildeten Keimzellen, welche dort aus dem Integument heraus zur Ausbildung kommen. Sie zeigen

[1]) E. Strasburger, Ueber Polyembryomie. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 12. N. F. V.

[2]) Schacht, Ueber Pflanzenbefruchtung in Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot. I.

sich englumig, soweit sich noch in der Wandung des Embryosacks eingepresst sind; sie dehnen sich in die Breite, sobald sie im Embryosack Raum gewinnen. Freilich, die kleinen Zellen, die Schacht[1]) im Integument oft an der Basis dieser jungen Anlagen bemerkte, fehlen stets. Dies ist nicht auffällig. Nach seinen Ausführungen stehen sie mit der Befruchtung — Befruchtungskörper nennt er sie daher auch — in Zusammenhang, bei Ardisia crispa aber kann von einer Befruchtung höchstens als sehr seltener Ausnahme die Rede sein.

Aus einer solchen Keimanlage entwickelt sich ein unregelmässiger Komplex von Zellen als Vorkeim, und an diesem Vorkeim entstehen dann, als schmalere Fortsätze zuerst, mehrere Embryonen. Das Bild eines solches Vorkeims mit Embryonen ist dasselbe wie es Ernst[2]) für Tulipa Gessneriana abbildet, wo das Gebilde aus der Eizelle hervorgegangen ist.

Ob übrigens bei Ardisia crispa die Eizelle, wo sie vorhanden, sich weiter zum Embryo entwickeln kann, erscheint nicht ganz ausgeschlossen. Eine bereits einmal geteilte Eizelle wurde in einem Falle bemerkt. Da aber bei der Untersuchung fortgeschrittenere Stadien nicht mehr begegneten, kann die Frage an dieser Stelle nicht entschieden werden.

Die sich entwickelnden Vorkeimanlagen gehen alle wieder bis auf eine zu Grunde, und von den Embryonen, die an diesem bevorzugten Vorkeim entstehen, kommt schliesslich stets nur ein einziger zur endgültigen Entwicklung. Durch die letzte Tatsache wurde A. Braun[3]) zu einem falschen Urteil über die embryologischen Verhältnisse von Ardisia crispa veranlasst. Bei seiner Untersuchung über Polyembryonie fand er von Ardisia serrulata Sw. und

[1]) Schacht l. c. 212.

[2]) Alfred Ernst, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L. Flora 1901. Bd. 88 Taf. VIII Fig. 49.

[3]) A. Braun, Ueber Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne, in Abh. d. Berl. Ak. [1859] 153.

A. coriacea Sw. Abbildungen von Samen mit mehreren Embryonen, und er selbst fand Embryonen in der Mehrzahl in Samen von A. humilis Vahl, A. japonica Blume und A. polytoca A. Braun und Bouché. Weil er aber bei A. crispa stets nur einen Embryo in der reifen Frucht fand, kommt er zu folgendem Resultat: „Nach dem Vorausgehenden scheint die Polyembryonie eine in der artenreichen Gattung Ardisia vielfach wiederkehrende Eigenschaft zu sein. Die entfernte, oft selbst diametral entgegengesetzte Lage der Wurzelenden der Keimlinge deutet auf eine eigentümliche Verteilung der Keimbläschen im Keimsack, über welche künftige Untersuchungen Aufschluss geben werden. In der bisherigen embryologischen Literatur finde ich bloss eine kurze Notiz bei Hofmeister (Pringsh. Jahrb. I, S. 119) über Ardisia crenulata[1]), welche von ihm in der Beschaffenheit des Eies und der Embryoanlage mit den untersuchten Primula-Arten übereinstimmend gefunden wurde, aber gerade dieser Art, bei welcher Hofmeister in der Lage der Keimbläschen nichts besonderes sah, fehlt die Polyembryonie, wenigstens habe ich in 50 untersuchten Samen nicht mehr als je einen Keimling gefunden".

Der von Braun eingeschlagene Weg musste ihn zu diesem unrichtigen Resultat führen, zumal er auf Grund des Hofmeister'schen Befundes kaum ein anderes Ergebnis erwarten konnte. Im Uebrigen habe ich ihm das Experiment nachgemacht und ebenfalls fünfzig Früchte untersucht. Niemals fand ich mehr als einen Embryo.

Bei dem Aufsehen, das die Entdeckung der anormalen Entstehung von Embryonen erregte, ist es wunderbar, dass Brauns Hinweis auf die Ardisien niemals bei den Untersuchungen ausgenützt worden ist. Fast scheint es, als ob seine diesbezügliche Angabe in Vergessenheit geraten sei. Wenigstens habe ich in der mir bekannt gewordenen Literatur niemals Angaben über Untersuchung von Ardisien finden können.

[1]) A. crenulata hier synonym mit A. crispa A. DC.

Bei der apogamen Entstehung des Embryo war es gegeben, auch das Verhalten des Pollenkorns zu untersuchen. Wider Erwarten zeigte sich der Pollen ganz normal ausgebildet, leicht stäubend und kräftig. Das einzelne Korn hat tetraederförmige Gestalt und zeigt die gewöhnlichen Poren zum Austreten des Pollenschlauchs. Der grössere vegetative Kern ist in Wasser ohne weiteres erkennbar; nach Färbung mit Methylgrün tritt auch der kleinere, generative Kern hervor. Trotz dieser ganz normalen Ausbildung fielen die Kulturversuche negativ aus. Von unzähligen Pollenkörnern erwiesen sich schliesslich nur zwei als gekeimt. Das eine beobachtete ich in 12 % Zuckerlösung nach 110 Stunden, das andere in nur 5 % Lösung nach 160 Stunden. Möglich ist aber, dass die beiden Pollenkörner bereits früher gekeimt, jedoch infolge des verhältnismässig grossen Kulturfeldes vorher übersehen waren.

Dieses ungünstige Resultat der Kulturversuche muss in Verbindung mit der Beobachtung, dass auch im Griffel und an der Samenanlage sich keine Keimschläuche zeigten, zu dem Urteil führen, dass die Keimfähigkeit der Pollenkörner so gut wie erloschen ist.

D. Biologische Schlussbetrachtung.

Frucht. Die Frucht, der die Reste des vertrockneten Griffels noch aufsitzen, ist eine Steinfrucht[1]) von der Grösse einer starken Erbse bei sphäroidischer Form. Bei Loslösung der mehlig-fleischigen Schale bleibt das holzige Endokarp als Hülle des Samens zurück. Im Endokarp verlaufen die als Rippen hervortretenden Gefässbündel wie die Längengrade auf einem Globus. In der Mitte der Frucht sind ihrer 24 bis 30 vorhanden, die durch Verzweigung der in den Fruchtknoten eintretenden Gefässbündel in je 2, 3 oder 4 Aeste entstanden sind. Die grössere Hälfte, meist die schwächeren von ihnen, endet unterhalb des Scheitels der Frucht, während die übrigen sich oben zu einer kleinen Platte vereinigen.

[1]) Pax, Myrsinaceae, 86.

Zwischen ihnen deutet eine leichte Vertiefung etwas oberhalb der Transversallinie die Stelle an, unter der das Würzelchen des Embryo sich befindet. Innerhalb des Endokarps liegt der Same, der von einer doppelten aus den Resten der Integumente und der Placenta gebildeten Samenschale umgeben ist. Auch am Grunde des Samens befindet sich eine Vertiefung, in der sich der ganze, vertrocknete Stiel der Placenta noch vorfindet. Der leicht sigmoidisch gekrümmte Embryo[1]) liegt in einer wohl ausgebildeten Höhlung des reichlich vorhandenen, hornigen Endosperms. Er besitzt zwei deutliche Kotyledonen und eine stark ausgebildete Radicula.

Die später zum Perikarp sich entwickelnde Fruchtknotenwandung besitzt eine vollständig glatte, typische, einschichtige Epidermis mit deutlicher Kuticula, aber ohne Spaltöffnungen. Unter ihr liegt eine anfangs überall einschichtige Hypodermis, die an einzelnen Stellen durch perikline Teilung bereits zweischichtig zu werden beginnt. Hierauf folgt eine breitere Schicht aus relativ kleinen, parenchymatischen Zellen, die nach innen hin von der wieder einschichtigen inneren Epidermis abgegrenzt wird. Die Kuticula der letzteren tritt viel schwächer in die Erscheinung. Die von Mez[2]) für die Myrsinaceen allgemein angegebenen Sekretbehälter schizogenen Ursprungs finden sich auch hier, wo sie im Parenchym stets der Hypodermis genähert liegen und sich besonders gegen die Griffelbasis hin zusammendrängen. Die Gefässbündel verlaufen dagegen nahe der inneren Epidermis, von der sie nur durch eine einfache Zelllage getrennt sind. In jungen Stadien erweisen sich Reaktionen auf Gerbsäure für die Zellen der Epidermis und Hypodermis erfolgreich.

Zur Reifezeit sind im Perikarp alle Zellen mehr oder weniger stark vergrössert, am wenigsten freilich die Zellen der äusseren Epidermis, von denen sich hier und da eine durch eine perikline Wand geteilt hat. Die Hypodermis mit viereckig-rundlichen und grösseren Zellen lässt jetzt gegen die Epidermis hin deutliche Intercellularen erkennen, während

[1]) Mez, l. c. 11.
[2]) Mez, l. c. 3.

sie nach innen hin nicht mehr ein regelmässiges Parenchym, sondern ein sehr lockeres, grosszelliges Schwammparenchym begrenzt. Das Gewebe innerhalb des letzteren ist zu einem dünnen Endokarp umgebildet, das die beiden innersten Schichten der Wandung und die Gefässbündel umfasst. Die innere Epidermis ist dabei zu Sklereiden, die ihr anliegende Zellschicht zu in der Achsenrichtung der Fruchtschale gestreckten Sklerenchymfasern umgebildet. Die Zellen der äusseren Epidermis bedingen durch ihren Gehalt an Anthocyan die rote Farbe der Frucht, wogegen sich im mehlig-fleischigen Schwammparenchym Traubenzucker reichlich vorfindet.

Samen. Die dünne, braune Samenschale ist aus den Integumenten und der Placenta hervorgegangen. Das von ihr umschlossene Endosperm erscheint von horniger Beschaffenheit. Die als Reservestoff dienende Cellulose wird dabei den Zellmembranen in solcher Mächtigkeit aufgelagert, dass fast das ganze Lumen der Endospermzellen verloren geht.

Keimung. Ardisia crispa kommt in den Gewächshäusern um Mitte Mai zur Blüte, und um dieselbe Zeit erlangen erst die vorjährigen Früchte ihre völlige Reife. Doch sind, wie mir Gärtner versichern, die Samen bereits von Dezember an keimfähig. Samen, die ich in den ersten Tagen des Mai vom Baum genommen und im Viktoriahause des hiesigen botanischen Gartens in Töpfen ausgesetzt hatte, begannen nach vier Wochen zu keimen. Die Kotyledonen bleiben im Samen stecken und werden zur Resorption des Endosperms benützt, die sich im übrigen ziemlich langsam vollzieht.

Schon mehrfach ist beobachtet worden, dass Samen von Ardisia crispa schon innerhalb der Frucht, noch auf der Mutterpflanze, keimten. Die beiden vor cr. 20 Jahren im botanischen Garten zu Breslau gezogenen Ardisien zeigten diese Erscheinung an allen ihren Früchten. Auch Herr Kunstgärtner Junger in Breslau versichert mir, dass in seinen früheren Kulturen von Ardisia crispa diese Erscheinung, die sich noch in den Wintermonaten einstellte, Regel gewesen

sei. Daher dürfte dies Verhalten weniger auf eine individuelle Eigentümlichkeit einzelner Exemplare zurückzuführen sein, sondern, da die Erscheinung in beiden Fällen sich an allen vorhandenen Exemplaren zeigte, in äusseren, auf alle Individuen gemeinsam einwirkenden Ursachen begründet sein.

Penzig[1]) schreibt, dass Mac Nab Keimung auf der Mutterpflanze bei Ardisia crenulata Vent beobachtet habe, und gibt als weitere Ardisia mit gleicher Eigenschaft, sowie ausserdem noch mit Polyembryonie, Ardisia serrulata Sw. an. Er übersieht, dass diese mit der bereits angeführten Ardisia crenulata Vent identisch ist[2]).

---

[1]) Dr. O. Penzig, Pflanzenteratologie, 2. Bd. 141.
[2]) Mez, l. c. 147.

Lebenslauf.

Am 13. August 1879 wurde ich als Sohn des Lehrers Bernhard Jaensch zu Massow, Kr. Landsberg, geboren. Nachdem ich 5 Jahre lang die Schule meines inzwischen nach Wilmersdorf, Kr. Lebus, verzogenen Vaters, darauf noch 2 Jahre die Volksschule zu Werder (Havel) besucht hatte, trat ich in die Quarta des Gymnasiums zu Fürstenwalde (Spree) ein und verliess dieses Ostern 1901 mit dem Zeugnis der Reife. Seitdem widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften und der Mathematik an den Universitäten Berlin, Marburg und Breslau. Das Examen rigorosum bestand ich am 28. Oktober 1905. Ich besuchte die Vorlesungen und Uebungen folgender Herren Professoren und Dozenten:

in Berlin: Fischer, Foerster, Hensel, Hettner, Huth, Lehmann-Filhés, Marcuse, Martens, Paulsen, Pringsheim, E. Schulze, Schwarz, Schwendener, Warburg, Weinstein.

in Marburg: Feussner, Jung, Kohl, Korschelt, Meyer, Richarz.

in Breslau: Baumgartner, Ebbinghaus, Freudenthal, Kneser, Kükenthal, Lummer, Neumann, Partsch, Pax, Schaefer.

Allen diesen meinen hochverehrten Lehrern spreche ich meinen verbindlichsten Dank aus. Ganz besonders jedoch versichere ich Herrn Prof. Pax meines steten Dankes; er hat mich nicht nur während der Ausführung dieser Arbeit mit wertvollen Ratschlägen unterstützt, sondern auch durch seine Vorlesungen und Excursionen in vielfältiger Beziehung anregend auf mich gewirkt. Auch Herrn Inspektor Hölscher bin ich für seine erfolgreichen Bemühungen um Untersuchungsmaterial verpflichtet. Sehr wertvolles Material erhielt ich von Herrn Gärtnereibesitzer Wohnig in Gräbschen, dem ich hiermit für sein ausserordentlich liebenswürdiges Entgegenkommen noch besonders meinen Dank ausdrücke.

Thesen.

1. Die Dornen xerophiler Gewächse haben erst sekundär die Funktion des Schutzes gegen Tiere übernommen.
2. Die Annahme, die sog. Mohrenblüte von Daucus carota solle den Eindruck eines stechenden Insekts gewähren und so die Pflanze gegen Tierfrass schützen, ist zurückzuweisen.
3. Das Vorkommen eines Akkommodationsapparates im Auge besagt noch nichts über das Vorkommen einer nachweisbaren Akkommodationsfähigkeit.